维普资讯 http://www.cqvip.com

Q959.223.

动 物 学 研 究 2000, Dec. 21 (6): 468~472
Zoological Research



CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853

红螯螯虾胚胎发育研究 Ⅰ. 胚胎外部结构的形态发生

孟凡丽 赵云龙 陈立侨 顾志敏 徐谷星 刘启文
(华东师范大学生物学系 上海 200062 mengfl@hotmail.com) (浙江省淡水水产研究所 湖州 313001)

摘要：详细研究了红螯螯虾（*Cherax quadricarinatus*）胚胎的外部形态发育过程。在水温28℃的条件下，整个发育过程约需39 d，顺次经历卵裂期、囊胚期、原肠期、前无节幼体期、后无节幼体期、复眼色素形成期及孵化准备期。刚孵化出的幼体在形态结构上与成体相似。

关键词：红螯螯虾；胚胎发育；外部形态结构 形态发生
中图分类号：Q959.223 **文献标识码**：A **文章编号**：0254-5853(2000)06-0468-05

红螯螯虾（*Cherax quadricarinatus*）又名淡水龙虾，原产于澳大利亚北部。我国于1992年引进试养，并着手对其进行研究。迄今为止，国内外对红螯螯虾生殖生物学的研究工作，大多集中在对亲虾繁殖习性的观察、胚胎发育周期和胚胎发育所需环境条件等方面(Austin, 1992; Celada, 1987; Jones, 1995; King, 1993; Herbert, 1987b; Hsin-Sheng, 1994)，而对该虾胚胎发育的详细过程却缺乏深入研究。作者在已有工作的基础上，较为系统地研究了该虾胚胎发育的全过程。现将胚胎外部形态结构的发生做一报道，以期为了解该虾胚胎发育过程，以及进一步研究其发育过程中的生理生化机制提供理论依据。

1 材料和方法

成熟亲虾于1997-10~1998-04取自浙江省淡水水产研究所。选择个体大、体质健壮、附肢完整的成虾作亲体，并按2雌1雄作为1组放在28℃的恒温水族缸（30 cm×40 cm×50 cm）内交配待产。实验共分10组，饲养用水为经充分暴气的自来水。每天下午17:00投喂虾蟹专用的复合饲料或剪碎的新鲜螺蛳肉、小杂鱼，于第2天上午8:00吸弃粪便、残饵等，并添加约1/4的饲养用水。雌虾抱卵后，移去雄虾，将雌虾单独饲养。

待卵子产出后，每隔6 h取1次卵；原肠发生以后，每隔24 h取样1次。在显微镜和解剖镜下观察所取样品，并记录胚胎发育进程、外形特征的变化等。

2 结 果

2.1 受精卵（fertilized egg）

雌、雄虾交配10 h后，开始从雌性生殖孔排出卵子，雄虾的精荚破裂后释放出的精子与卵相遇，完成受精过程。受精卵为乳白色或淡黄色，卵体柔软，卵膜明显。内为卵黄膜，也称初级卵膜（primary oolemma），其外为三级卵膜（tertiary oolemma）。前者在卵母细胞形成时由卵细胞本身所产生；后者由母体粘液腺分泌而成（曲漱惠等，1980）。卵呈椭圆型，长径和短径分别为2和1 mm。以外膜突起形成的卵柄附着于母体腹足的刚毛上。受精5~6 h后，受精卵外膜逐渐变硬，表面光滑。在解剖镜下观察，可见卵膜内充满细小、分布均匀的卵黄颗粒（图1）、尚未开始卵裂。

2.2 卵裂期与囊胚期（cleavage stage and blastula stage）

发育3~4 d后的受精卵呈橄榄绿色，但整个卵表颜色深浅不匀，局部有白色斑块。解剖镜下观察白色斑块呈絮状，内无卵黄颗粒。随后几天的发育过程中，卵色逐渐变成黄绿色。根据其后的发育状况，推测此时卵内正进行细胞核分裂及细胞质的

收稿日期：2000-03-14；修改稿收到日期：2000-06-16
基金项目：上海市教委基金及浙江省九五重点项目资助

维普资讯 http://www.cqvip.com

重新分布。整个卵裂期和囊胚期，卵表除了颜色随着发育加深外，未出现分裂沟、分裂球或其他的外形特征。

2.3 原肠期（gastrula stage）

排卵 10～11 d 后，受精卵呈黄绿色。在卵的一端出现一透明的、近似半圆形的凹陷，内无卵黄颗粒，至此，胚胎发育进入原肠期。凹陷区形成与卵柄位置无关，因透明区的卵黄逐渐被消耗，其范围不断增大，同时原口（blasto pore）开始形成，表面观近似半圆形（图 2）。

原肠期开始后不久，原口上方左右两侧的细胞增殖迅速，逐渐形成对称分布的 2 个细胞团，同原口呈倒"品"字形排列（图 3），这 2 团细胞为胚胎的视叶原基，后来发育成 1 对复眼。原口两侧的细胞分裂增殖，逐渐形成 2 个细胞群，为最初的 1 对腹板原基（thoracabdominal or ventral plate rudiment）。这对腹板原基不断扩大，并向胚胎腹中线靠拢，最终合二为一，形成胸腹突（thoracico-abdominal foid）。由于突起不断增大，很快便覆盖在原口上方，原口随之消失（图 4，5）。原肠期在 28℃的水温下持续约 2～4 d，随后胚胎发育进入前无节幼体期。

2.4 前无节幼体期（the egg-nauplius stage）

原肠后期，在胸腹突与两视叶原基之间形成 1 对左右对称的细胞群突起，表面圆形，持续增大，此即为胚体的大颚原基，将来发育成 1 对大颚。随后在大颚原基与视叶原基之间又先后出现 2 对细胞突起，分别为大、小触角原基。在大触角原基的内侧细胞集中内陷，内陷区慢慢增大变成马蹄形，即为消化系统的口道（stomodaeum）的雏形（图 4）；与此同时，胸腹突末端中央细胞向内集中凹陷，呈管状，这是肛道（proctodaeum）的雏形。

至此，胚体头部的 3 对附肢原基已经形成，这 3 对附肢原基的出现具有顺序性。首先是大颚原基，而后依次为大触角（第 2 对触角）原基和小触角（第 2 对触角）原基。其中大触角原基最为突出，体积最大；大颚原基因部分被胸腹突覆盖，外观上体积略小；小触角原基出现最迟，体积最小。

2.5 后无节幼体期（the egg-metanauplius stage）

2.5.1 五对附肢期（embryo with 5 pairs of appendages） 卵体呈土黄色。胚胎前端背侧头胸甲原基（carapace rudiment）形成。前无节幼体期形成的 3 对附肢原基此时基部较细，末端钝圆并快速生长，形成 3 对肢芽。与此同时，大颚之后又先后出现 2 对附肢原基，不久即发育为 2 对小颚的肢芽。胸腹突体积增大，末端开始分叉（图 5）。

2.5.2 七对附肢期（embryo with 7 pairs of appendages） 此期卵体呈桔黄色，透明区明显增大，身体开始分节。胚体背部中央出现 1 条纵向分割线，逐渐由胚体中部延长至前后两端，将胚体分为左右对称的 2 部分。大触角末端开始慢慢转向胚体后端、末端分叉，其他附肢也不断加长，但尚未出现分节现象。2 对小颚后面又先后长出 2 对颚足肢芽，而第 3 对颚足尚未开始发育，此时胚胎共有 7 对附肢（图 6）。

2.5.3 十三对附肢期（embryo with 13 pairs of appendages） 随着胚体的不断生长，胸部渐渐增长，腹部向胚体腹面弯曲。第 3 对颚足开始发育，胸部的 5 对步足也逐渐形成，同早期发育的 2 对触角、1 对大颚、2 对小颚和 2 对颚足相比，此期出现的 6 对附肢体积比较细小，但生长速度较快。胸部与腹部开始出现明显的分节现象，相邻体节间胚体向内缢缩。胸部每一体节有 1 对附肢，而腹部附肢尚未发生。随后的发育过程中，头胸部附肢体积不断增大，并开始出现分节现象。前 3 对步足末端发育成螯状，另 2 对步足末端形成爪状。大触角内外肢分化明显，外肢细小，内肢较粗且长。腹部也已分为 6 节，第 2～6 腹节出现肢芽，第 6 腹节将形成尾叉（图 7）。

2.5.4 十八对附肢期（embryo with 18 pairs of appendages） 腹部肢芽由第 2 腹节开始生成后，第 2 到第 5 腹节的 4 对肢芽不断长大，而第 6 腹节的肢芽却慢慢与尾叉愈合形成尾扇，腹部只有 4 对肢芽发育成游泳足。至此，胚胎的附肢已经全部长出，共 18 对，包括头部 8 对，胸部 5 对，腹部 5 对。头胸部附肢长而分节，形态近似成体，但腹部附肢较短小，没有明显的分节现象（图 8）。胚体已占卵体 1/3 以上，解剖镜观察头胸甲的背部边缘，能观察到囊状的心脏，并有微弱的间歇性心跳。

2.6 复眼色素形成期（embryo with well formed eye pigments）

2.6.1 复眼色素形成初期（embryo with eye pigments forming） 此时卵体呈桔红色，透明区约占卵体的2/5。心跳仍为间歇性，50 次/min左右。复眼外侧先出现稀疏分布的黑色色素点，以后逐渐连

维普资讯 http://www.cqvip.com

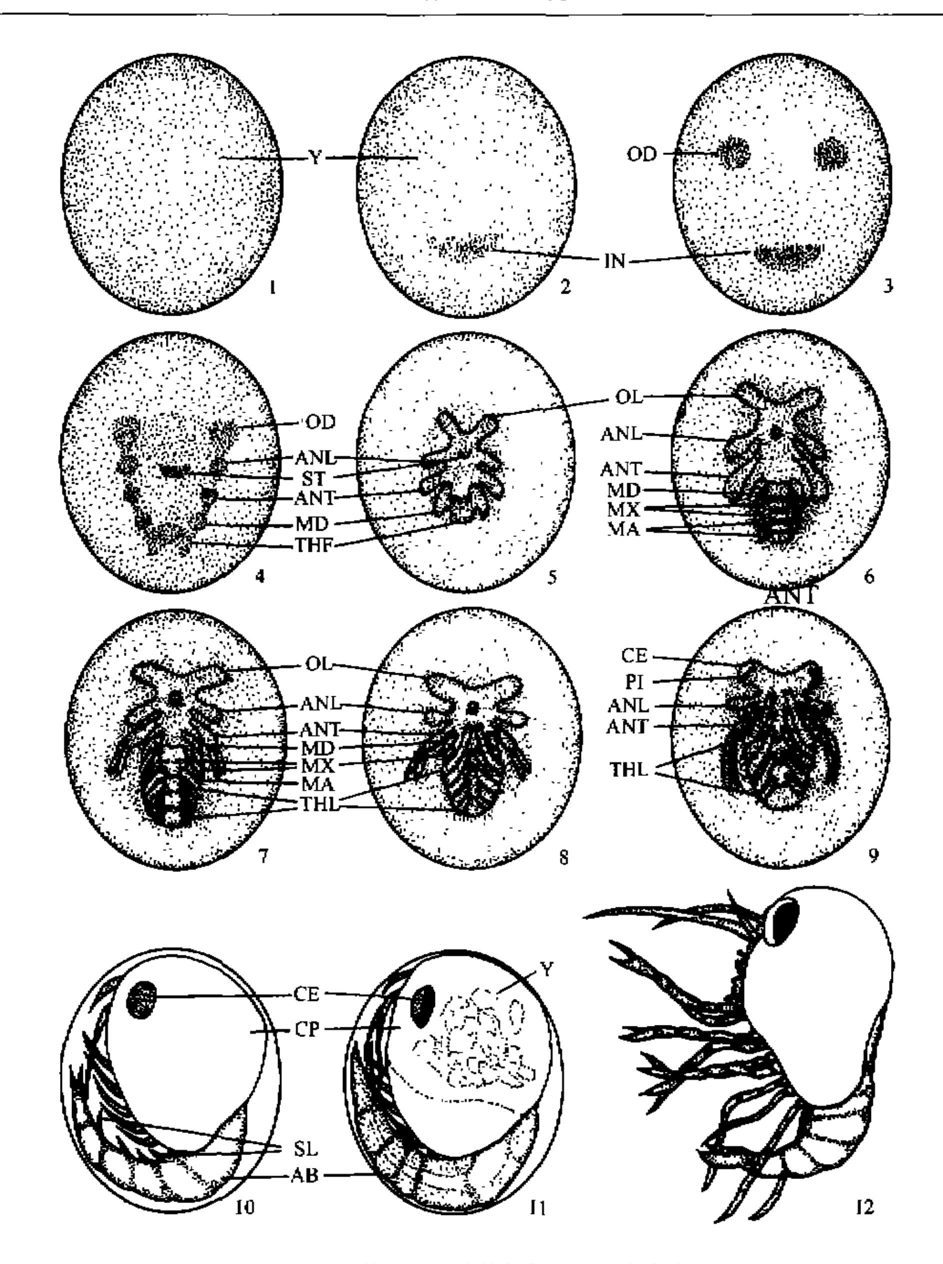


图 1～12 红螯螯虾胚胎外部结构的形态发育过程

Figs. 1－12 The developmental process of the embryo's external structure of the *C. qudricarinatus*

1：受精卵（fertilized egg）×50；2～3：原肠期（gastrula stage）×50；4：前无节幼体期（the egg-nauplius stage）×50；5～8：后无节幼体期（the egg-metanauplius stage）×50；9：复眼色素形成初期（the embryo with eye pigments forming stage）×50；10：复眼色素形成后期（the embryo with eye pigments stage）×50；11：孵化准备期（the prepare-hatchling stage）×50；12：刚刚孵化的幼体（the well formed the larval）×50

AB：腹部（abdomen）；ANT：大触角（antenna）；ANL：小触角（antennule）；BP：原口（blasto pore）；CE：复眼（compound eye）；CP：头胸甲（carapace）；IN：内陷区（invagination）；MD：大颚（mandible）；MA：颚足（maxilliped）；MX：小颚（maxilla）；OD：视叶原基（optic lobe rudiment）；OL：视叶（optic lobe）；PI：复眼色素（compound eye's pigment）；ST：口道（stomodaeum）；THE：胸腹突（thoracico-abdominal foid）；THL：步足（thoracic legs）；SL：游泳足（swimming legs）；Y：卵黄（yolk）。

成2条新月形的黑色色素细线，胚胎发育进入复眼色素形成初期（图9）。在随后2天的发育过程中，复眼内侧出现左右对称的膜状结构，此膜逐渐加厚，形成复眼的眼柄。头胸甲在头胸部的两侧形成1对鳃腔。

2.6.2 复眼色素形成后期(embryo with well formed eye pigments) 透明区约占卵体1/2，复眼色素带加宽，颜色加深，而长度却不再增加，此时复眼

维普资讯 http://www.cqvip.com

（compound eye）的结构发育已基本完成（图10），各复眼由许多单眼组成。眼柄加厚，渐渐突出于胚体表面。心跳频率增加，并且趋于稳定，节律性加强。

2.7 孵化准备期（prepare-hatchling stage）

此期胚体红褐色，胚胎发育已基本完成，外骨骼变硬，体形与成体相似（图11）。身体分为头胸部与腹部2部分。复眼色素明显增多，在眼表形成放射状条纹，眼柄突出，连接外部眼球与体内视叶神经节。头胸甲侧缘游离，覆盖头胸部，边缘出现红斑，并逐渐增多向背部蔓延；腹部附肢出现分节现象。卵黄减少，仅有少量分布在头胸部背面，这些卵黄直到仔虾孵出时仍然存在，并继续为幼体提供营养物质。

心跳频率约100次/min时，幼体很快破壳而出（图12），但其活动能力较弱，仍需附着在母体腹足上生活1周左右。当卵黄消耗殆尽时，仔虾脱离母体，在水中自由活动、觅食，虾体呈灰褐色。在28℃的水温条件下，整个胚胎发育历时39 d左右。纵观红螯螯虾胚胎发育的全过程，可见在相同的温度条件下，原肠期以前发育速度比较缓慢，原肠期与前无节幼体期，发育速度较快，随后又逐渐变慢。

3 讨论

3.1 由于红螯螯虾的卵体积较大，卵黄含量高，卵膜也较厚，故该虾胚胎在卵裂期与囊胚期外形上观察不到分裂沟、分裂球等明显的发育特征。目前只有通过组织切片技术方能判断受精卵的内部结构发育情况。王绪峨（1989）用1/250的胰蛋白酶生理盐水处理脊尾白虾（*Exopalaemon carinicauda*）早期胚胎的卵膜，使之变薄，以利于观察其发育过程，但我们通过试验发现利用酶解法观察红螯螯虾的受精卵发育效果不佳。而中国对虾（*Peneus chinensis*）（张志峰等，1997）、锯缘青蟹（*Scylla serrata*）（吴洪喜，1991）、中华绒螯蟹（*Eriocheir sinensis*）（堵南山等，1992）、罗氏沼虾（*Macrobrachium rosenbergii*）（赵云龙等，1998）及一些小型十足目动物的受精卵均能观察到早期胚胎卵裂的外形特征。

红螯螯虾的产卵量相对较少，而卵的体积特别大。刚排出时的卵子直径就在2 mm左右，其内充满卵黄，为胚胎的发育提供了充足的养料。同时螯虾胚胎的发育时间较长，且孵化出的幼体（仔虾）外部形态与内部结构都已接近成体，这将大大增强仔虾对环境的适应能力。十足目中其他动物的孵化期因种而异，日本沼虾在前溞状幼体期孵化（张建森等，1965）；脊尾白虾于后溞状幼体期孵出（王绪峨，1989）；中华绒螯蟹孵化为原溞状幼体（堵南山等，1992）；中国对虾于无节幼体期孵化（张志峰等，1997）；锯缘青蟹则在溞状幼体期孵化（韦受庆等，1986）。一般而言，胚胎发育时间越短，卵内的胚胎变态期越少。

3.2 胚胎原肠期，透明区域内首先形成原口，然后依次出现视叶原基、腹板原基。1对腹板原基愈合形成胸腹突。胸腹突的前端两侧，3对附肢原基先后出现，其中首先发生的是大颚原基。视叶原基、胸腹突及大颚原基都发生在原口之后，而且都位于原口的周围。由此我们推测原口具有诱导其他器官发生的作用，可称其为胚胎发育中心。

原肠后期，胸腹突不断增大，很快覆盖在原口上方，将其封闭。前无节幼体口道在大触角内侧发生。从发生上看，原口与口道的发生并没有直接的关系，红螯螯虾是否应属于后口动物？此种现象在十足目其他动物中也有发现，如中华绒螯蟹（堵南山等，1992）、罗氏沼虾（赵云龙等，1998）、三疣梭子蟹（薛俊增等，1998）、青蟹（韦受庆等，1986）等。因此，十足目甲壳动物的原口与口道的发生都相似于以上的模式，尚有待于全面深入的研究。

3.3 在软甲类甲壳动物中，有些种类雄体的前2对腹肢变成次生性的交接器官，特称生殖肢（堵南山，1987）。而在整个红螯螯虾的胚胎发育过程中，没有观察到第1腹节上有肢芽出现，雌、雄性幼体及成体也均无第1腹肢。但在成体雄虾的第5对步足基部有交接器。与红螯螯虾同属的细螯光壳螯虾（*Cherax tenuimanus*）也缺少第1对腹肢（何裕康等，1992）。这类动物的第1腹肢在整个生长、发育过程中是否形成？或者胚胎发育过程中没有形成明显的第1腹肢结构？还是第1腹肢特化成其他结构？这些都有待于进一步深入研究。

3.4 红螯螯虾胚胎体表的颜色随发育过程而改变。刚刚排出的卵子为乳白色或淡黄色，随后颜色加深，至囊胚期呈橄榄绿色。从原肠期到准备孵化期，胚胎体表颜色依次为黄绿色—土黄色—桔黄色—桔红色—红褐色，这与多数植物果实成熟过程中颜色的变化非常类似。这种体表颜色与发育进程的

对应性，与卵内色素细胞的集中、卵黄的多少有关。在生产养殖和科学研究中，从表观上可以从卵表颜色的变化了解其胚胎发育的时期。

致 谢 本文得到华东师范大学生物学系赖伟教授指正，特此致谢。

参 考 文 献

王绪峨，1989.脊尾白虾早期胚胎发育以及温度、盐度与其孵化的关系[J].水产学报，13(1)：59～64.[Wang X E，1989. Early embryonic development on the *Exopalaemon carinicauda* (Holthuts) and relation of its incubation with temperature and salinity. *Journal of Fisheries of China*，13(1)：59－64.]

韦受庆，罗远裕，1986.青蟹胚胎发育的研究[J].热带海洋，5(3)：57～61.[Wei S Q，Luo Y Y，1986. A study on the embryonic development of scylla de haan (Crustacea，Decapod). *Tropical Ocean*，5(3)：57－61.]

曲漱惠，李永嘉，黄 浙等，1980.动物胚胎学[M].北京：人民教育出版社.84～114.(Qu S H，Li Y J，Huang Z *et al*，1980. Animal embryology. Beijing：People Education Press.84－114.)

何裕康，舒新亚，1992.细鳌光壳螯虾的生物学[A].中国甲壳动物学会主编.甲壳动物学论文集(第三辑)[C].青岛：青岛海洋大学出版社.54～60.[He Y K，Shu X Y，1992. The biological characteristics of the marron *Cherax tenuimanus*. The Chinese Crustacean Society eds. Transactions of the Chinese Crustacean Society (No.3). Qingdao：Qidao Ocean University Press.54－60.]

吴洪喜，1991.锯缘亲蟹 *Scylla serrata* 胚胎发育的初步研究[J].浙江水产学院学报，10(2)：129～133.[Wu H X，1991. A preliminary study on the embryonic development of mud crab *Scylla serrata*. *Journal of Zhejiang College of Fisheries*，10(2)：129－133.]

张志峰，廖承义，王海林等，1997.中国对虾胚胎发育的研究[J].水产学报，21(2)：20～215.[Zhang Z F，Liao C Y，Wang H L *et al*，1997. Studies on embryonic development of *Peneus chinensis*. *Journal of Fisheries of China*，21(2)：201－205.]

张建森，李文杰，蒋金文等，1965.关于青虾繁殖和发育的初步研究[J].动物学杂志，7(4)：181～185.[Zhang J S，Li W J，Jiang J W *et al*，1965. A preliminary study on the reproduction and development of *Macrobrachium nipponense* (Crustacea，Decapod). *Journal of zoology*，7(4)：181－185.]

赵云龙，王 群，赖 伟等，1998.罗氏沼虾胚胎发育研究Ⅰ.胚胎外部结构形态发生[J].动物学报，44(3)：249～251.[Zhao Y L，Wang Q，Lai W *et al*，1998. Embryonic development of the giant freshwater prawn，*Macrobrachium rosenbergii* (Crustacea，Decapod) Ⅰ. Morphogenesis of external structures of embryo. *Acta Zoologica Sinica*，44(3)：243－249.]

堵南山，1987.甲壳动物学(上册)[M].北京：科学出版社.21～50.[Du N S，1987. Carcinology (Ⅰ). Beijing：Science Press.21－50.]

堵南山，赵云龙，赖 伟，1992.中华绒螯蟹胚胎发育的研究[A].甲壳动物学会主编.甲壳动物学论文集(第三辑)[C].青岛：青岛海洋大学出版社.128～135.[Du N S，Zhao Y L，Lai W，1992. A study on the embryonic development of the Chinese mitten-handed crab，*Eriocheir sinensis* (Crustacea：Decapoda). In：The Chinese Crustacean Society eds. *Transactions of the Chinese Crustacean* Society (No.3). Qingdao：Qidao Ocean University Press. 128－135.]

薛俊增，堵南山，赖 伟，1998.三疣梭子蟹活体胚胎发育的观察[J].动物学杂志，33(6)45～49.[Xue J Z，Du N S，Lai W，1998. Study on the embryonic development of *Portunus trituberculatus*. *Journal of Zoology*，33(6)：45－49.]

Austin C M，1992. Preliminary pond production of the red claw crayfish，*Cherax quadricarinatus* in the Central United States[J]. *Journal of the Apply of Aquaculture*，1(4)：93－102.

Celada J D，1987. Embryonic development of the freshwater crayfish (*Pacifastacus Leniusculus* Dana)：A scanning electron microscopic study[J]. *Anat. Rec.*，219(3)：304－310.

Herbert B，1987. Notes on diseases and epibionts of *Cherax quadricarinatus* and *C. tenuimanus* (Decapoda：Parastacidae)[J]. *Aquaculture*，64：165－173.

Hsin-Sheng y，Devid B R，1994. Indoor spawning and egg development of the red claw crayfish *Cherax quadricarinatus* [J]. *Journal of the World Aquaculture*，25(2)：297－302.

Jones C M，1995. Prodnctive of juvenile redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (von Martens) (Decapoda，Parastacidae). Ⅰ：Development of hatchery and nursery procedure [J]. *Aquaculture*，138：221－238.

King C R，1993. Egg development time and storage for redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (von Martens)[J]. *Aquaculture*，109：275－280

THE STUDY ON THE EMBRYONIC DEVELOPMENT OF *Cherax quadricarinatus*
Ⅰ. MORPHOGENESIS OF EXTERNAL STRUCTURES OF EMBRYO

MENG Fan-Li ZHAO Yun-Long CHEN Li-Qiao
(*Department of Biology，East China Normal University，Shanghai 200062，China mengfl@hotmail.com*)
GU Zhi-Min XU Gu-Xing LIU Qi-Wen
(*Institute of Freshwater Fisheries，Zhejiang Province，Huzhou 313001，China*)

Abstract：This paper mainly studied the process of the external morphological character of *Cherax qudricarinatus* embryo from fertilization to incubation. This process is divided into cleavage stage，blastula，gastrula，egg-nauplius stage，egg-metanauplius stage，embryo with eye pigments formed stage and prehatching stage. The larval is similar to the adult on the morphological structure while it just has hatched. The whole incubation period of this species at 28℃ is about 39 days.

Key words：*Cherax quadricarinatus*；Embryonic development；External morphological structure

维普资讯 http://www.cqvip.com